

УДК 581.524.42(234.84)

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ ЛЕСОСТЕПНОГО КОМПЛЕКСА ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

А.Ю. Кудрявцев

*Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
Россия, 440031, Пенза, Окружная, 12а
E-mail: zapoved_PLStep@mail.ru*

Поступила в редакцию 12.11.07 г.

Динамика ценопопуляций деревьев и кустарников лесостепного комплекса Приволжской возвышенности. – Кудрявцев А.Ю. – Приводятся данные по структуре и динамике ценопопуляций деревьев и кустарников лесостепного комплекса. В качестве примера рассматривается сукцессионный ряд, ведущий к формированию и состоящий из *Padus avium* Mill. Описано изменение в ходе сукцессии плотности и жизненного состояния ценопопуляций пяти видов деревьев и кустарников, доминирующих на разных стадиях.

Ключевые слова: лесостепной комплекс, сукцессия, популяция, плотность, жизненное состояние.

Cenopopulation dynamics of trees and bushes of the forest-steppe complex of Volga Height. – Kudriavtsev A.Yu. – Data on the structure and dynamics of the forest-steppe complex ecosystems are given. A succession resulting in formation of a *Padus avium* Mill. forest is considered as an example. Changes during succession of the density and vitality level of five tree and shrub species predominated at various stages of succession are described.

Key words: forest-steppe complex, succession, population, density, vitality level.

ВВЕДЕНИЕ

Оценить состояние фитоценозов в настоящем и составить представление о перспективах их развития невозможно без детального выяснения структуры популяций и биологии слагающих их видов. В современной науке сложилось два понимания популяции – генетическое и экологическое (Миркин и др., 2001).

Генетическая популяция – это совокупность особей одного вида, которые связаны отношениями панмиксии т.е. обмена генами. Хотя о закономерностях их формирования и динамики сказано много, но установить в природе генетическую популяцию практически невозможно. Поэтому в экологии используется другое, более удобное понимание популяции – локальное.

Локальная популяция – это совокупность особей одного вида в пределах одного экотопа. Поскольку однородный экотоп занят одним фитоценозом, то границы локальных популяций совпадают с границами фитоценоза. Такие локальные популяции растений называются фитоценотическими или ценопопуляциями. Параметры таких популяций в сообществах обусловлены взаимодействием их биотического (генетического) потенциала и сопротивления среды, которая включает комплексы абиотических и биотических факторов (Миркин и др., 2001).

Для описания ценопопуляции используется много признаков, главными из которых являются ее плотность (т.е. количество особей, приходящееся на единицу

площади) и гетерогенность, т.е. наличие в составе особей, различающихся по возрасту, жизненности (виталитету) и т.д. Признаки ценопопуляции отражают ее возрастное состояние и уровень жизненного состояния особей через размер, морфологическую структуру, скорость роста, вклад в репродукцию каждого отдельного индивидуума.

Разнообразие растений внутри ценопопуляции – наиболее важное свойство природных популяций, повышающее полноту использования ресурсов (у разных особей – различные микронизи) и их способность адаптироваться к условиям растительного сообщества.

Территория, на которой размещены особи ценопопуляции, может рассматриваться как популяционное поле. Каждая особь при этом выполняет интрапопуляционные функции и должна рассматриваться именно как участник популяционных процессов. Наиболее важными признаками популяционных полей являются численность и плотность популяции, т.е. соответственно общее число особей в ней (размер популяции), и число особей, приходящееся на единицу площади популяционного поля (Злобин, 1989). Ценопопуляции – динамические системы. Под динамикой ценопопуляций следует понимать изменения параметров популяционных полей: их размеры, плотность и т.п. Под влиянием изменений плотности популяций меняются их возрастные и виталитетные спектры.

В работе основное внимание уделено динамике ценопопуляций различных видов деревьев и кустарников, которые объединены в сукцессионный ряд, ведущий к образованию черемуховых лесов, В качестве параметров, характеризующих ценопопуляции, используются такие показатели, как плотность и жизненное состояние ценопопуляций на отдельных стадиях сукцессии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Островцовский участок заповедника «Приволжская лесостепь» расположен в верхнем течении р. Хопёр на переходе от Приволжской возвышенности к Окско-Донской низменности.

На его небольшой площади (352 га) представлен широкий спектр степных, луговых, кустарниковых и лесных сообществ (Кудрявцев, 2006). Особенностью участка является возникновение своеобразных низкоствольных лесов, древостой которых образован видами, обычно формирующими подлесок широколиственных лесов, – черемухой обыкновенной (*Padus avium* Mill.) и кленом татарским (*Acer tataricum* L.).

Для изучения динамики растительности лесостепного комплекса в 1998 – 2001 гг. на Островцовском участке заповедника были заложены 7 постоянных профилей, общая длина которых составила 4340 м. Профили заложены на плакоре с преобладанием выщелоченных и оподзоленных черноземов. Вдоль каждого профиля закладывались примыкающие друг к другу пробные площади размером 10 × 10 м, на которых проводился сплошной пересчет деревьев и кустарников. На модельных экземплярах измерялись высота, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях и определялся возраст.

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

Жизненное состояние отдельных растений и популяций каждого вида оценивалось по методике В.А. Алексеева (1989). Структура древостоев изучалась по принятым в лесной таксации методикам (Анучин, 1982; Бузыкин и др., 1985). На основании полученных данных для каждой пробной площади определен видовой состав, количество растений, возраст, средние высоты и диаметры, а также показатели, характеризующие жизненное состояние каждого вида.

На основе методических подходов динамической классификации Б.П. Колесникова (1956, 1968) и с учетом рекомендаций по исследованию динамики растительности (Разумовский, 1999; Логофет, 1999) был построен восстановительный ряд сообществ с участием черемухи, разделенный на возрастные стадии продолжительностью по 5 лет. При этом за основу был принят средний возраст черемухи на каждой площади. Для характеристики заполненности популяционных полей видов использовали индекс площадей проекций крон (ИППК), который определяли как отношение суммы площадей проекций крон на единицу площади популяционного поля. Названия видов приведены в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В производных ценозах возрастная мозаика обычно не выражена, здесь обнаруживается большое количественное превосходство растений одного (или близких) возрастных состояний (Рыжков, 1995). Таким образом, популяцию на каждой из стадий сукцессии можно считать достаточно однородной по возрастному составу. Поэтому в данной работе приводится общая характеристика состояния ценопопуляций наиболее распространенных видов деревьев и кустарников для возрастных стадий сукцессии. В качестве параметров, характеризующих состояние ценопопуляций деревьев и кустарников на разных стадиях сукцессии, использованы такие показатели, как плотность и индекс жизненного состояния (ИЖС).

По мере развития древесно-кустарниковой синузии вследствие различной скорости роста и развития видов деревьев и кустарников одноярусные ценозы сменяются двух- и трехъярусными. В дальнейшем происходит упрощение структуры сообществ вследствие отмирания популяций кустарников нижних ярусов. Наибольшим видовым разнообразием и развитой структурой характеризуются дендроценозы в период от 16 до 30 лет.

Результаты анализа развития дендроценозов позволяют разделить сукцессионный ряд на три периода (рисунок):

1) до 20 лет – господство кустарников. Можно выделить две хорошо различимые фазы. Первая фаза (до 5 лет) – доминирование вишни степной (*Cerasus fruticosa* Pall.). Вторая фаза (6 – 20 лет) – преобладание терна (*Prunus spinosa* L.).

2) 21 – 30 лет – переходный. Доли участия в составе деревьев и кустарников примерно одинаковы, доминирование отдельных видов явно не выражено. В течение периода происходит смена кустарников низкоствольными деревьями.

3) 31 – 40 лет – доминирование низкоствольных деревьев (черемухи с примесью клена татарского).

Плотность ценопопуляции вишни максимальна уже на стадии до 5 лет (табл. 1). Преобладают здоровые и ослабленные растения. Значение индекса ППК довольно

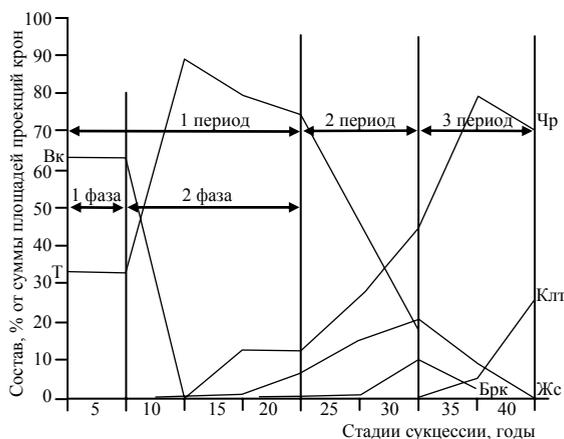


Схема сукцессионного ряда, ведущего к формированию черемуховых лесов: Вк – *Cerasus fruticosa*, Т – *Prunus spinosa*, Жс – *Rhamnus cathartica*, Брк – *Euonymus verrucosa*, Чр – *Padus avium*, Клт – *Acer tataricum*

только ослабленными растениями, плотность ее ППК сокращается до минимума.

велико. На стадии 6 – 10 лет популяция сильно изреживается, абсолютно преобладают здоровые экземпляры. Величина индекса ППК резко уменьшается. Плотность ценопопуляции немного возрастает в период 11 – 15 лет, при этом доля здоровых растений увеличивается, величина индекса ЖС достигает максимума. Значение индекса ППК несколько уменьшается. На стадии 16 – 20 лет плотность популяции увеличивается в два раза. Процент здоровых экземпляров снижается. Величина индекса ППК немного возрастает. В период 21 – 25 лет ценопопуляция представлена

минимальна. Значение индекса

Таблица 1

Динамика плотности и жизненного состояния особей в ценопопуляциях *Cerasus fruticosa* разных стадий сукцессии

| Число растений | Временной промежуток от начала сукцессии, лет | | | | |
|--------------------------------|---|-------|-------|-------|-------|
| | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 |
| Здоровые | 8.9 | 0.25 | 0.43 | 0.66 | - |
| | 47 | 71 | 90 | 67 | - |
| Ослабленные | 6.8 | 0.1 | 0.05 | 0.22 | 0.07 |
| | 36 | 29 | 10 | 23 | 100 |
| Отмирающие | 2.5 | - | - | 0.02 | - |
| | 13 | - | - | 2 | - |
| Итого живых | 18.2 | 0.35 | 0.48 | 0.9 | 0.07 |
| | 96 | 100 | 100 | 92 | 100 |
| Усохшие | 0.8 | - | - | 0.08 | - |
| | 4 | - | - | 8 | - |
| Всего | 19.0 | 0.35 | 0.48 | 0.98 | 0.07 |
| | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| Индекс жизненного состояния | 73 | 91 | 97 | 83 | 70 |
| Индекс площадей проекций кроны | 0.260 | 0.018 | 0.013 | 0.035 | 0.001 |

Примечание. В числителе – тыс. шт. / га, в знаменателе – %.

Таким образом, в развитии ценопопуляции вишни степной можно выделить следующие периоды.

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

1. Молодая процветающая популяция – до 5 лет.
2. Деградация зрелой популяции – 6 – 10 лет. Большинство растений отмирают, однако сохраняются здоровые, лидирующие в развитии экземпляры.
3. Стабилизация стареющей популяции – 11 – 20 лет, плотность ее несколько увеличивается, хотя и остается на низком уровне. При этом происходит постоянное пополнение молодыми растениями и к 20 годам формируется разновозрастная популяция с диапазоном возрастов от 1 до 20 лет.
4. Деградация и отмирание старой популяции – 21 – 25 лет.

Необходимо отметить, что у вишни степной отмирание растений происходит очень быстро, отмершие стволы смешиваются с ветошью и перегнивают. Поэтому категории отмирающих и погибших растений с трудом поддаются учету, что приводит к завышению значений индекса ЖС.

Ценопопуляция терна хорошо развита уже на стадии до 5 лет (табл. 2). Преобладают здоровые растения. В то же время значительно число усохших экземпляров. Величина индекса ППК довольно высока. В период 6 – 10 лет плотность популяции возрастает в 5 раз. Значение индекса ППК резко возрастает. Значительно возрастает величина индекса ЖС, при этом увеличивается процент здоровых растений и сокращается доля усохших экземпляров. Однако число погибших растений увеличивается почти в 3 раза. На стадии 11 – 15 лет плотность ценопопуляции резко сокращается, величина индекса ЖС остается примерно на том же уровне. При этом сохраняется и соотношение численности растений по категориям состояния. Значение индекса ППК существенно уменьшается. В период 16 – 20 лет плотность ценопопуляции сохраняется на прежнем уровне. Величина индекса ППК резко возрастает. Значительно сокращается величина индекса ЖС. Сильно сокращается доля здоровых экземпляров, увеличивается процент отмирающих и усохших растений. На стадиях старше 21 года одновременно происходит резкое снижение плотности ценопопуляции и ухудшается жизненное состояние. При этом особенно резко сокращается доля здоровых растений и возрастает процент усохших экземпляров. Значение индекса ППК резко снижается. В период 31 – 35 лет отмечены только отмершие растения терна, то есть популяция практически отмирает.

Исходя из сказанного выше развитие ценопопуляции терна можно описать следующим образом.

1. Инвазионный период проходит довольно быстро, и к 5 годам уже формируются многочисленные ценопопуляции терна.
2. В молодом возрасте (6 – 10 лет) происходит интенсивное развитие популяции путем вегетативного возобновления. В то же время вследствие ужесточения конкуренции нарастает процесс отмирания растений. Таким образом формируются ценопопуляции с интервалом возраста от 1 до 10 лет.
3. Период 11 – 20 лет – зрелые ценопопуляции. Ослабевают способность к вегетативному размножению, начинается изреживание популяции. В начале периода оно происходит за счет ослабленных, отставших в росте экземпляров, поэтому величина индекса ЖС остается на прежнем уровне. В то же время растения сохраняют способность к интенсивному росту.

4. Период старения ценопопуляций приходится на стадии 21 – 30 лет. Растения практически прекращают рост, утрачивают способность к плодоношению, то есть ценопопуляции не пополняются. Преобладают процессы отмирания.

Таблица 2

Динамика плотности и жизненного состояния особей
в ценопопуляциях *Prunus spinosa* разных стадий сукцессии

| Число растений | Временной промежутков от начала сукцессии, лет | | | | | | |
|-------------------------------|--|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 |
| Здоровые | 3.5 | 20.7 | 10.6 | 7.3 | 1.1 | 0.4 | - |
| | 47 | 57 | 52 | 36 | 19 | 15 | |
| Ослабленные | 1.4 | 7.6 | 5.7 | 5.3 | 2.0 | 0.6 | - |
| | 19 | 21 | 28 | 26 | 33 | 24 | |
| Отмирающие | 0.9 | 3.3 | 1.0 | 3.7 | 1.1 | 0.5 | - |
| | 12 | 9 | 5 | 18 | 18 | 19 | |
| Итого живых | 5.8 | 31.6 | 17.3 | 16.3 | 4.2 | 1.5 | - |
| | 78 | 87 | 85 | 80 | 70 | 58 | |
| Усохшие | 1.7 | 4.7 | 3.0 | 4.1 | 1.8 | 1.1 | 0.01 |
| | 22 | 13 | 15 | 20 | 30 | 42 | 100 |
| Всего | 7.5 | 36.3 | 20.3 | 20.4 | 6.0 | 2.6 | 0.01 |
| | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| Индекс жизненного состояния | 61 | 72 | 71 | 55 | 43 | 33 | 0 |
| Индекс площадей проекций крон | 0.137 | 2.242 | 1.365 | 1.844 | 0.729 | 0.252 | - |

Примечание. В числителе – тыс. шт. / га, в знаменателе – %.

Ценопопуляция жестера (*Rhamnus cathartica* L.) начинает формироваться на стадии 6 – 10 лет и в это время состоит только из здоровых растений (табл. 3). Значение индекса ППК очень невелико. Однако уже в период 11 – 15 лет происходит дифференциация растений по категориям жизненного состояния, что приводит к резкому падению величины индекса ЖС. Значительное число растений погибает, однако, несмотря на это, плотность ценопопуляции возрастает в полтора раза. Величина индекса ППК возрастает незначительно. На стадии 16 – 20 лет величина индекса ЖС несколько снижается. При этом резко уменьшается доля здоровых и усохших растений. Преобладают ослабленные и отмирающие экземпляры. Значение индекса ППК резко возрастает. В период 21 – 25 лет плотность популяции возрастает почти в 3 раза, величина индекса ЖС немного снижается. При этом увеличивается доля здоровых и отмерших экземпляров. Среди живых растений преобладают ослабленные. Величина индекса ППК значительно возрастает. На стадии 26 – 30 лет плотность популяции немного уменьшается, величина индекса ЖС снижается довольно резко. При этом сильно сокращается доля здоровых растений и возрастает процент усохших экземпляров. Величина индекса ППК заметно возрастает. В период 31 – 35 лет значение индекса ЖС уменьшается в 4 раза, резко сокращается плотность. Здоровые растения исчезают, преобладают усохшие экземпляры. Величина индекса ППК значительно снижается. На стадии 36 – 40 лет ценопопуляция представлена небольшим количеством отмирающих растений. Доля отмерших растений максимальна. Значение индекса ППК резко уменьшается.

Динамика плотности и жизненного состояния особей
в ценопопуляциях *Rhamnus cathartica* разных стадий сукцессии

| Число растений | Временной промежуток от начала сукцессии, лет | | | | | | |
|-------------------------------|---|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 |
| Здоровые | $\frac{0.6}{100}$ | $\frac{0.4}{42}$ | $\frac{0.04}{6}$ | $\frac{0.3}{16}$ | $\frac{0.18}{9}$ | - | - |
| Ослабленные | - | $\frac{0.1}{10}$ | $\frac{0.29}{44}$ | $\frac{0.6}{29}$ | $\frac{0.56}{27}$ | $\frac{0.12}{9}$ | - |
| Отмирающие | - | $\frac{0.03}{3}$ | $\frac{0.27}{41}$ | $\frac{0.4}{21}$ | $\frac{0.46}{22}$ | $\frac{0.24}{18}$ | $\frac{0.03}{3}$ |
| Итого живых | $\frac{0.6}{100}$ | $\frac{0.53}{55}$ | $\frac{0.6}{91}$ | $\frac{1.3}{66}$ | $\frac{1.2}{58}$ | $\frac{0.36}{27}$ | $\frac{0.03}{3}$ |
| Усохшие | - | $\frac{0.43}{45}$ | $\frac{0.06}{9}$ | $\frac{0.65}{34}$ | $\frac{0.91}{42}$ | $\frac{0.95}{73}$ | $\frac{0.83}{97}$ |
| Всего | $\frac{0.6}{100}$ | $\frac{1.0}{100}$ | $\frac{0.7}{100}$ | $\frac{1.9}{100}$ | $\frac{2.1}{100}$ | $\frac{1.3}{100}$ | $\frac{0.9}{100}$ |
| Индекс жизненного состояния | 100 | 45 | 41 | 37 | 28 | 7 | 0.2 |
| Индекс площадей проекций крон | 0.024 | 0.035 | 0.179 | 0.249 | 0.303 | 0.103 | 0.018 |

Примечание. В числителе – тыс. шт. / га, в знаменателе – %.

Развитие ценопопуляции жестера можно описать следующим образом.

1. Инвазионный период включает стадии до 10 лет, путем заноса ягод формируются немногочисленные ценопопуляции.

2. Молодые ценопопуляции включают стадии 11 – 20 лет. Развитие в этот период происходит медленно. Хотя появление молодых растений семенного происхождения возможно, однако они быстро отмирают. Формируются практически одновозрастные ценопопуляции.

3. Стадии 21 – 30 лет – период интенсивного развития. Формируются зрелые ценопопуляции с бимодальным возрастным спектром. Разница в возрасте преобладающих возрастных групп составляет примерно 10 лет. Смертность молодых растений высока.

4. Период старения популяции включает стадии 31 – 40 лет. Возобновление уже не компенсирует смертности, вследствие чего плотность популяции резко снижается, ухудшается жизненное состояние.

Для развития ценопопуляции жестера характерны следующие черты вида – пациента: 1) замедленное развитие; 2) довольно низкий уровень жизненного состояния; 3) способность популяции к возобновлению в течение длительного периода.

Развитие ценопопуляции клена татарского начинается на стадии 6 – 10 лет (табл. 4). Плотность до 30 лет увеличивается очень незначительно, оставаясь практически на одном уровне. На стадии 31 – 35 лет плотность возрастает в 2 раза, а в период 36 – 40 лет еще в 4 раза. Величина индекса ЖС достигает максимума к 16 годам и остается стабильной до 26 лет. При этом происходит увеличение доли здоровых растений. Отмершие экземпляры на стадиях до 35 лет отмечены в минимальном количестве. В период 26 – 35 лет величина индекса ЖС несколько снижается вследствие появления ослабленных растений. На стадии 36 – 40 лет индекс ЖС резко падает. Доля здоровых растений уменьшается в 3 раза, появляется зна-

чительное количество отмерших экземпляров. Величина индекса ППК остается крайне незначительной вплоть до 25 лет. В период 26 – 35 лет значение индекса ППК заметно возрастает. На стадии 36 – 40 лет величина индекса ППК резко увеличивается и достигает максимального значения.

Таблица 4

Динамика плотности и жизненного состояния особей
в ценопопуляциях *Acer tataricum* разных стадий сукцессии

| Число растений | Временной промежуток от начала сукцессии, лет | | | | | | |
|-------------------------------|---|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 |
| Здоровые | - | $\frac{0.03}{45}$ | $\frac{0.05}{83}$ | $\frac{0.05}{71}$ | $\frac{0.04}{54}$ | $\frac{0.09}{60}$ | $\frac{0.2}{21}$ |
| Ослабленные | $\frac{0.05}{100}$ | $\frac{0.02}{27}$ | $\frac{0.01}{17}$ | $\frac{0.02}{29}$ | $\frac{0.02}{31}$ | $\frac{0.05}{33}$ | $\frac{0.33}{34}$ |
| Отмирающие | - | $\frac{0.01}{14}$ | - | - | $\frac{0.01}{15}$ | - | $\frac{0.03}{3}$ |
| Итого живых | $\frac{0.05}{100}$ | $\frac{0.06}{86}$ | $\frac{0.06}{100}$ | $\frac{0.07}{100}$ | $\frac{0.07}{100}$ | $\frac{0.14}{93}$ | $\frac{0.56}{58}$ |
| Усохшие | - | $\frac{0.01}{14}$ | - | - | - | $\frac{0.01}{7}$ | $\frac{0.4}{42}$ |
| Всего | $\frac{0.05}{100}$ | $\frac{0.07}{100}$ | $\frac{0.06}{100}$ | $\frac{0.07}{100}$ | $\frac{0.07}{100}$ | $\frac{0.15}{100}$ | $\frac{0.96}{100}$ |
| Индекс жизненного состояния | 70 | 65 | 95 | 91 | 76 | 83 | 45 |
| Индекс площадей проекций крон | 0.005 | 0.002 | 0.011 | 0.003 | 0.019 | 0.064 | 0.254 |

Примечание. В числителе – тыс. шт. / га, в знаменателе – %.

Таким образом, довольно длительное время немногочисленная ценопопуляция клена татарского остается стабильной и отличается хорошим жизненным состоянием. В период старше 30 лет плотность резко увеличивается, однако появившееся возобновление интенсивно отмирает, что и приводит к резкому понижению величины индекса ЖС.

Развитие ценопопуляции клена татарского можно описать следующим образом.

1. Инвазионный период длится до 15 лет. Плотность популяции чрезвычайно мала. Проективное покрытие незначительно. Индекс жизненного состояния средний.

2. Развитие молодой популяции – 20 – 30 лет. Плотность сохраняется на прежнем уровне. Площадь проективного покрытия значительно увеличивается. Заметно повышается значение индекса жизненного состояния.

3. Формирование зрелой ценопопуляции в период 35 – 40 лет. Значительно увеличивается плотность, резко возрастает проективное покрытие. Индекс жизненного состояния к концу периода заметно снижается.

Плотность ценопопуляций черемухи возрастает вплоть до 20 лет (табл. 5). Индекс жизненного состояния (ИЖС) остается высоким до возраста пятнадцати лет, хотя заметно его незначительное снижение. Это происходит за счет появления к десятилетнему возрасту ослабленных деревьев, а к пятнадцати годам и отмирающих. При этом до 15 лет преобладают здоровые деревья, а на стадии 16 – 20 лет здоровые и ослабленные деревья представлены в одинаковой пропорции. Отмирание деревьев начинается в период 16 – 20 лет, плотность ценопопуляции на-

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

чинает снижаться. В это время довольно резко падает индекс жизненного состояния, который остается довольно стабильным до 30 лет. В период 21 – 35 лет преобладают ослабленные деревья, хотя их доля в численности популяции постепенно уменьшается. Процент усохших растений за это время увеличивается в 2 раза. Примерно к 35 годам наблюдается сильное снижение индекса жизнеспособности, резко возрастает количество усохших растений. К сорока годам состояние ценопопуляции несколько стабилизируется, жизнеспособность заметно повышается, хотя количество сухостоя остается высоким. В этом возрасте отмечен минимальный процент отмирающих деревьев, преобладают здоровые экземпляры. Индекс площади проекций крон (ППК) на начальной стадии крайне незначителен, в дальнейшем постоянно возрастает вплоть до 35 лет, после чего несколько снижается.

Таблица 5

Динамика плотности и жизненного состояния особей
в ценопопуляциях *Padus avium* разных стадий сукцессии

| Число растений | Временной промежуток от начала сукцессии, годы | | | | | | | |
|-------------------------------|--|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 |
| Здоровые | <u>0.13</u> 100.0 | <u>0.35</u> 50.0 | <u>1.80</u> 62.9 | <u>1.56</u> 39.7 | <u>0.97</u> 30.6 | <u>1.05</u> 32.0 | <u>0.96</u> 26.9 | <u>0.67</u> 39.9 |
| Ослабленные | - | <u>0.35</u> 50 | <u>0.87</u> 30.1 | <u>1.56</u> 39.7 | <u>1.53</u> 48.2 | <u>1.25</u> 37.8 | <u>1.11</u> 31.3 | <u>0.40</u> 24.1 |
| Отмирающие | - | - | <u>0.20</u> 7.0 | <u>0.45</u> 11.5 | <u>0.37</u> 11.7 | <u>0.38</u> 11.6 | <u>0.30</u> 8.8 | <u>0.07</u> 4.2 |
| Итого живых | <u>0.13</u> 100.0 | <u>0.70</u> 100.0 | <u>2.87</u> 100.0 | <u>3.57</u> 90.9 | <u>2.87</u> 90.5 | <u>2.68</u> 81.4 | <u>2.37</u> 67.0 | <u>1.14</u> 68.1 |
| Усохшие | - | - | - | <u>0.36</u> 9.1 | <u>0.30</u> 9.5 | <u>0.61</u> 18.6 | <u>1.13</u> 33.0 | <u>0.53</u> 31.9 |
| Всего | <u>0.13</u> 100.0 | <u>0.70</u> 100.0 | <u>2.87</u> 100.0 | <u>3.93</u> 100.0 | <u>3.17</u> 100.0 | <u>3.29</u> 100.0 | <u>3.42</u> 100.0 | <u>1.67</u> 100.0 |
| Индекс жизненного состояния | 100 | 85 | 84 | 68 | 65 | 59 | 49 | 57 |
| Индекс площадей проекций крон | 0.002 | 0.025 | 0.225 | 0.316 | 0.424 | 0.629 | 0.858 | 0.693 |

Примечание. В числителе – тыс. шт. / га, в знаменателе – %.

Подводя итог сказанному выше, в развитии ценопопуляций черемухи можно выделить следующие периоды.

1. Инвазионный период продолжается до 10 лет. В это время происходит заселение территории черемухой путем заноса семян.

2. Молодая популяция – 11 – 20 лет. Преобладают процессы роста и развития. Плотность увеличивается за счет вегетативного возобновления. Одновременно происходит дифференциация растений по категориям жизненного состояния. Начинается отмирание отставших в росте экземпляров, а также вновь появляющегося возобновления черемухи.

3. В период 21 – 35 лет формируется зрелая ценопопуляция. Снижается интенсивность вегетативного размножения, усиливается процесс дифференциации деревьев по категориям жизненного состояния, возрастает количество отмерших экземпляров.

4. Период 36 – 40 лет – сформировавшаяся зрелая ценопопуляция. В основном завершается процесс отпада деревьев. Преобладают здоровые и ослабленные растения. Состояние популяции стабильное.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Структура и динамика ценопопуляций различных видов деревьев и кустарников отражают характер и степень адаптации вида к конкретной экологической и фитоценотической обстановке и характеризуют степень структурно-функциональной оптимизации сообщества.

Общей особенностью популяций низкорослых кустарников (вишня степная) является быстрое увеличение численности уже на ранних стадиях сукцессии. Затем плотность популяций резко уменьшается. Ценопопуляция терна развивается несколько медленнее, максимальная численность отмечена в более поздний период (6 – 10 лет). Плотность и ИЖС снижаются постепенно. Развитие популяции жестера слабительного характеризуется постепенным увеличением и медленным спадом численности при сохранении небольшой плотности.

Состояние ценопопуляции клена татарского на протяжении длительного времени остается стабильным, ее плотность начинает увеличиваться только после 30 лет. Для популяции черемухи обыкновенной характерно интенсивное развитие в сочетании с довольно стабильным жизненным состоянием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А.* Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51 – 57.
- Анучин Н.П.* Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
- Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г.* Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука. Сибир. отд-ние, 1985. 90 с.
- Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
- Колесников Б.П.* Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. ботан. 1956. Т. 2 (4). 264 с.
- Колесников Б.П.* К вопросу о классификации форм динамики растительного покрова // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир: Изд-во Владимир. пед. ин-та, 1968. С. 33 – 36.
- Кудрявцев А.Ю.* Структура и динамика экосистем лесостепного комплекса Приволжской возвышенности // Поволж. экол. журн. 2006. № 1. С. 11 – 22.
- Логофет Д.О.* Сукцессионная динамика растительности: классические концепции и современные модели // Экология России на рубеже 21 века. М.: Научный мир, 1999. С. 70 – 98.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Разумовский С.М.* Избранные труды. М.: Наука, 1999. 560 с.
- Рыжков О.В.* Природа Лысых гор. Леса // Тр. Центр.-Чернозем. заповедника. Курск, 1995. Вып. 14. С. 45 – 64.
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Изд-во «Мир и семья-95», 1995. 992 с.